云　南　植　物　研　究　2009，31 (5)：439～446
Acta Botanica Yunnanica　DOI：10.3724 SP.J.1143.2009.09069

青杨雌雄叶片气孔分布及气体交换的异质性差异

王碧霞[1,2]，廖咏梅[1]，黄尤优[1,2]，蒋雪梅[1,2]，胥　晓[1,2]
(1 西华师范大学生命科学学院，四川 南充　637009；2 西南野生动
植物资源保护教育部重点实验室，四川 南充　637009)

摘要：利用网格和二维成图的方法对青杨雌雄叶片各区域的气孔分布及气体交换特性进行了测定。结果表明：1) 除气孔密度 (SD) 外，雌雄植株在气孔长度 (SL)、宽度 (SW) 和比值 (SR) 方面具有显著差异 ($P=0.000$，$P=0.000$ 和 $P=0.002$)。雌株的 SL 和 SW 分别比雄株的高 51.86% 和 67.06%，而 SR 则比雄株的低 11.46%。从雌株和雄株的叶面分布来看，SD 均为叶中 > 叶尖 > 叶基，SL 均为叶尖 > 叶中 > 叶基，SW 的最小值同在叶基部，但最大值分别在叶中和叶尖部。雌株的 SR 表现为叶基 > 叶尖 > 叶中，雄株却正好相反。2) 在净光合速率 (Pn) 上雌株明显低于雄株。雌株的 Pn 叶基最低 (Pn 值介于 2.00～3.00 μmol m^{-2} s^{-1})，叶尖最高 (Pn 值介于 8.00～9.00 μmol m^{-2} s^{-1})，总体上表现出沿叶基到叶尖逐渐增大的趋势。雄株的 Pn 在叶面的分布也有差异，但总体规律不明显。3) 从叶面各区间的气体交换来看，雌株的蒸腾速率 (Tr) 和气孔导度 (Gs) 变化不大，雄株的 Tr 和 Gs 呈现叶尖和叶中部高于叶基部的明显趋势。雌株的胞间 CO_2 浓度 (Ci) 为叶基 > 叶中 > 叶尖，气孔限制值 (Ls) 与此相反。而雄株的 Ci 在叶面的变化较大，Ls 呈现沿叶尖至叶基方向逐步上升的趋势。上述结果表明，青杨雌雄叶片在气孔分布及气体交换特性上不仅存在显著的性别差异，而且具有明显的叶面区域异质性。

关键词：青杨；雌雄异株；气孔特性；气体交换；异质性
中图分类号：945.79　　文献标识码：A　　文章编号：0253-2700 (2009) 05-439-08

Sex-specific Heterogeneity in Stomatal Distribution and Gas Exchange of Male and Female *Populus cathayana* Leaves

WANG Bi-Xia[1,2]，LIAO Yong-Mei[1]，HUANG You-You[1,2]，
JIANG Xue-Mei[1,2]，XU Xiao[1,2]**
(1 *College of Life Science*，*China West Normal University*，Nanchong 637009，China；2 *Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation* (*China West Normal University*)，*Ministry of Education*，Nanchong 637009，China)

Abstract：In this experiment，we investigated sex-related heterogeneity in stomatal distribution and gas exchange on leaves of male and female trees of *Populus cathayana* using grids measurement and 2-D contour maps. There were significant differences in stomatal length (SL)，stomatal width (SW) and stomatal ratio (SR) between leaves of female and male and the significant variations were $P=0.000$，$P=0.000$ and $P=0.002$，respectively. Compared with leaves of male trees，SL and SW in leaves of female trees increased 51.86% and 67.06%，respectively，while SR in which decreased 11.46%. Moreover，the patterns for stomatal density (SD) as "middle zones > apical zones > basal zones" and for SL as "apical zones > middle zones > basal zones" were found in both male and female leaves. The patterns for SW were observed as "middle zones > apical zones > basal zones" in female leaf and "apical zones > middle zones > basal zones" in male leaf. It was also detected that the patterns for SR in female leaf as "basal zones > apical zones > middle zones" was opposite to that

---

基金项目：国家自然基金资助项目 (30771721)；西华师范大学博士科研启动基金 (08B074)
通讯作者：Author for correspondence；E-mail：xuxiao_cwnu@163.com
收稿日期：2009-04-09，2009-07-17 接受发表
作者简介：王碧霞 (1977-) 女，硕士研究生，研究方向为植物生理生态。E-mail：696wbx@163.com；Tel：15182998686

in male leaf. Significant difference was found in distribution pattern of net photosynthetic rate (Pn) between female and male leaves. Pn of female leaf was lower in base regions (2.00 - 3.00 μmol m^{-2} s^{-1}) while higher in front regions (8.00 - 9.00 μmol m^{-2} s^{-1}), and increased gradually from basal to apical zones. However, Pn of male leaf didn't show certein pattern. The transpiration (Tr) and stomatal conductance (Gs) showed significant lower value in basal zones on male leaf comparing with famale leaf. Furthermore, CO_2 concentration (Ci) showed pattern as "basal zones > middle zones > apical zones", which was opposite to stomatal limiting value (Ls), were observed on female leaf. Only Ls was found increased gradually from apical to basal zones although Ci and Ls varied obviously in each zones. To summarize, our result showed that there were significant differences in heterogeneity of stomatal distribution and gas exchange on male and female *Populus cathayana* leaves.

Key words: *Populus cathayana*; Dioecy; Stomatal characteristics; Gas exchange; Heterogeneity

气孔由成对的保卫细胞及其孔隙组成，是植物与外界环境进行 CO_2 和 H_2O 等气体交换的重要通道（Hetherington and Woodward，2003）。有研究表明，不同植物叶片的气孔数量、大小等特性各不相同（Tichá，1982），同一植株不同叶位的气孔解剖特征也具有差异（Poole 等，1996；Weyers and Lawson，1997），并发现气孔形状及其生理特征受光照强度、水分条件、营养状况、CO_2 浓度和叶龄等多种因素的影响（Brownlee，2001；Hetherington and Woodward，2003；Qiang 等，2003）。与此同时，Tichá（1982）还指出同一叶表面的气孔发育和气孔特征也存在异质性。然而，除 Smith 等极少数人（Smith 等，1989；Weyers and Lawson，1997；Lawson and Weyers，1999）对气孔特性的叶面变化进行过研究外，目前关于叶片气孔分布及气体交换的异质性研究还相对较少，尤其是针对雌雄异株植物叶片的研究更是欠缺。因此，研究植株叶片在气孔及其生理特性异质性方面的性别差异具有重要意义。

作为被子植物不可缺少的组成部分，雌雄异株植物的性别间生理差异近年来引起人们的浓厚兴趣。前人研究表明，一些雌雄异株植物的雌雄个体间的光合速率具有显著差异，如 *Acer negundo* 的雌株具有比雄株更高的净光合速率（Dawson and Ehleringer，1993），而 *Phoradendron juniperimum*，*Silene latifolia* 和 *Populus tremuloides* 的雄株具有比雌株更高的净光合速率（Marshall 等，1993；Gehring and Monson，1994；Wang and Curtis，2001）。此外，也有研究揭示胁迫环境将使雌雄个体在生理指标上呈现显著差异，如多数植物的雄株个体在干旱环境中具有较高的净光合速率、蒸腾速率、水分利用效率和碳同位素值等（胥晓等，2007）。鉴于植物同一叶表面的气孔发育和气孔特征存在异质性（Tichá，1982），且雌雄异株植物的雌雄个体在净光合速率方面存在着性别差异。因此，我们推测植物雌雄叶片在气孔分布及气体交换的异质性方面可能存在差异。

青杨（*Populus cathayana* Rehd.）属杨柳科（Salicaceae）杨属（*Populus* L.）青杨组（Sect. *Tacamahaca* Spach），为我国特产，约有 37 个种 29 个变种（齐力旺等，2004）。作为常见的雌雄异株植物之一，青杨以其存活率高、生长快、抗逆性好等特点常被作为模式植物研究，其内容涉及形态特征、种群调查、锈病预防、种间核型比较等。近年来对其生理特性的性别差异也有所报道，但主要集中在水分胁迫和增温处理下雌雄植株的气体交换能力、用水效率、抗氧化酶系统等方面（Xu 等，2008a，b）。故本研究以青杨为试材，其主要目的在于验证雌雄植株的气孔分布及光合参数在叶表面不同区域是否存在性别差异，研究结果不仅可以完善植物气孔及气体交换特性的研究内容，又可为雌雄异株植物的叶片生理差异研究提供一条新的途径。

1 材料与方法

1.1 材料与试验设计

于 2008 年 3 月上旬，将青杨枝条按雌雄分别扦插于西华师范大学试验地内，并保持扦插苗所处的环境条件（土壤质地、水分状况和光照环境）完全一致。待扦插苗生长约 6 个月后按雌雄性别各取 3 株长势一致（株高、基径和冠幅基本相似）的幼苗用于试验。测量前 3 天，对选取的幼苗按顶叶至根的方向对第 3（或第 4）片完全展开叶进行网格标记（大小为 1.0 cm×1.0 cm），同时将雌雄叶片划分为 9 个大区，以便分区测定和分析叶片气孔的形态指标和气体交换指标值（图 1）。

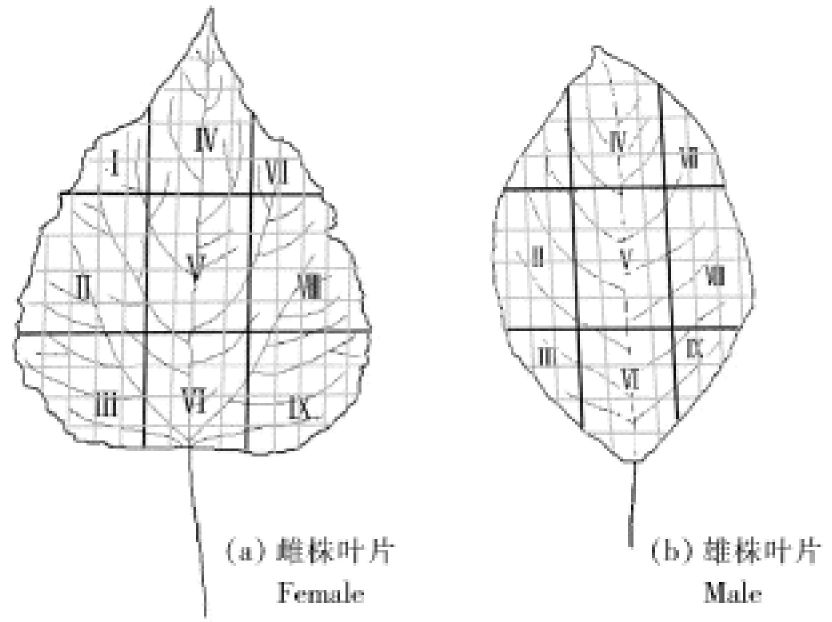

图 1　青杨雌雄叶片叶面取样示意图

Fig.1　Sketch map of sampling positions on female and male *Populus cathayana* leaf

1.2　测定方法

1.2.1　气体交换

利用 LI-6400 便携式光合系统（Li-Cor，Lincoln，NE，USA）测定仪于 2008 年 9 月中旬的晴天对青杨雌雄植株叶片上每个网格进行活体测定。雌雄重复数各为 3 株。测定时间为上午 8：00～14：00 进行。测定指标为净光合速率（Pn）、蒸腾速率（Tr）、气孔导度（Gs）、胞间 CO_2 浓度（Ci）和空气 CO_2 浓度（Ca）等。测定时的环境温度为 28.0±1.0℃；大气相对湿度为 40%～43%；大气 CO_2 浓度为 370±10 mmol mol^{-1}；光照强度为 1 400±50 mmol m^{-2} s^{-1}；叶面蒸汽压差为 1.5±0.5 kPa。气孔限制值（Ls）计算公式如下（Berry and Downton，1982）：

$$Ls = (Ca - Ci)\ Ca$$

1.2.2　气孔特征

（1）表皮分离　采用酪酸浸泡法（封涛和胡东，2008）。将鲜叶按雌雄分开并沿网格标记线剪成小块（1.0 cm×1.0 cm），煮沸排气软化后浸泡于解离液（10%的铬酸水溶液 100 ml + 浓硝酸 5 ml）中 12 h。待表皮与叶肉分离后洗净收集下表皮，用 1% 甲基绿水溶液染色 5 h，洗净后用甘油胶封片。

（2）形态观测　在 OlympusDP71 光学显微镜（物镜 40×目镜 10）下观察并取像，统计每平方毫米叶片上的气孔数目，即气孔密度（SD）。用 Motic Images Pro-Plus 6.2 软件（Motic Instruments Inc. Richmond，BC，Canada）随机选择图片中的气孔并进行测量。气孔长度（SL）为气孔器空隙的最长值，气孔宽度（SW）为气孔器的最宽值。气孔比（SR）为 SL 和 SW 之比。

1.3　数据处理及分析

（1）叶片特征平面分布图　根据雌雄叶片在各网格中的测定指标值，在软件 ArcView GIS（ESRI Cor，Redlands，CA，USA）中利用常规克里金方法插值成图，获得其特征平面分布图。

（2）数据统计分析　利用软件 SPSS13.0（SPSS Inc.，Chicago，IL，USA）进行数据统计。平均值间的比较采用单因素方差分析方法（One-Way ANOVA）。

2　结果与分析

2.1　雌雄叶片气孔特征及其分布差异

对雌雄叶片的气孔密度（SD）、长度（SL）、宽度（SW）以及比值（SR）按各网格进行测定后，根据叶面 9 个区域分区统计的结果见表 1。

从表 1 可以看出，雌雄植株叶片的 SD 无显著差异（$P = 0.681$），这说明二者在叶片单位面积上气孔数量变化不大，没有性别差异。而在 SL、SW 和 SR 上却具有明显变化（其 F 检验值的伴随概率分别为 $P = 0.000$、$P = 0.002$ 和 $P = 0.000$），这表明存在显著的性别差异。从叶片各分区来看，SD、SL、SW 和 SR 在叶尖、叶中和叶基区域的平均值均不一致，各自表现出不同的变化趋势。

具体而言，雌雄植株的 SD 反映出叶中 > 叶尖 > 叶基的现象。在 SL 方面，雌株的平均值为 17.19 μm，雄株为 11.32 μm，雌株气孔比雄株长 51.86%。雌株 SL 在第Ⅶ区有最大值 18.55 μm，第Ⅲ区有最小值 14.44 μm。雄株 SL 在第Ⅰ、Ⅶ区的值最大（分别为 11.78 和 11.77），在Ⅵ区有最小值 9.79 μm。由于Ⅰ、Ⅳ和Ⅶ区为叶尖部，Ⅱ、Ⅴ和Ⅷ区为叶中部，Ⅲ、Ⅵ和Ⅸ为叶基部（图 1），且三部分的平均气孔长度差异较大。由此说明，雌株和雄株的 SL 均具有叶尖 > 叶中 > 叶基的趋势。从 SW 来看，雌株的平均值为 5.88 μm，雄株为 3.52 μm，雌株气孔比雄株宽 67.06%。雌株的 SW 在叶中部平均最大（6.26 μm），在叶基部平均最小（5.38 μm），表现出叶中 > 叶尖 > 叶基的趋势。而雄株的 SW 在叶尖部平均最大（3.66 μm），在叶基部平均最小（3.36 μm），表现出叶尖 > 叶中 > 叶基的趋势。就 SR 而言，雌株的平均值为 2.88，雄株为 3.21，雄株气孔比雌株大 11.46%。雌株的 SR 在叶基部平均最大（2.93），在叶中部平均最小（2.80），呈现叶基 > 叶尖 > 叶中的趋势。但雄株的 SR 在叶中部最大（3.26），在叶基部最小（3.13），变化趋势恰好与雌株相反（表 1）。

上述结果表明，虽然青杨雌雄植株在整个叶片的平均气孔密度方面无显著的性别差异，但在叶内各区域间气孔密度的分布规律并不一致。雌雄植株叶片在 SL、SW 和 SR 上不仅存在性别差异，而且在叶面上均具有明显的区域异质性。

2.2 雌雄叶片净光合速率的分布差异

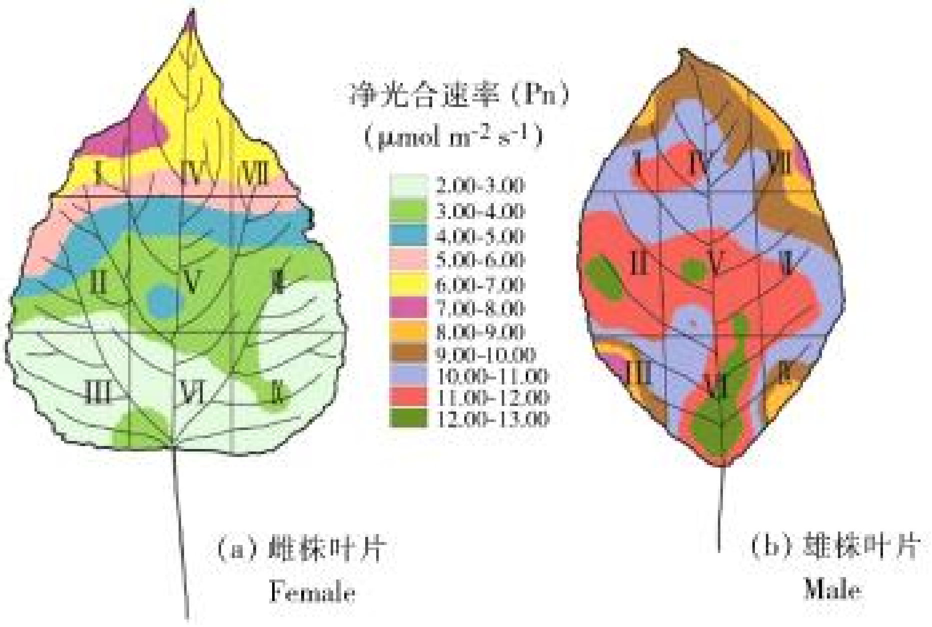

图 2 青杨雌雄叶片的净光合速率分布图

Fig. 2 The distribution of net photosynthetic rate on female and male *Populus cathayana* leaves

表 1 青杨雌雄叶片的气孔特征

Table 1 Stomatal characteristics of male and female *Populus cathayana* leaves

性别 Sex	区域 Zone		SD (mm^2)	SL (μm)	SW (μm)	SR
雌株 Femal	叶尖区域 apical zones	Ⅰ	20786 (1292)	18.08 (5.84)	6.26 (2.15)	2.92 (0.06)
		Ⅳ	19176 (2164)	16.79 (6.66)	5.71 (2.30)	2.75 (0.20)
		Ⅶ	22196 (117)	18.55 (6.63)	6.04 (2.04)	3.07 (0.06)
		平均 average	20719	17.81	6.00	2.91
	叶中区域 middle zones	Ⅱ	22205 (2633)	17.47 (5.54)	6.36 (2.23)	2.80 (0.11)
		Ⅴ	24192 (587)	16.06 (4.81)	6.11 (2.24)	2.72 (0.20)
		Ⅷ	21205 (2259)	17.60 (5.17)	6.30 (2.20)	2.89 (0.16)
		平均 average	22534	17.04	6.26	2.80
	叶基区域 basal zones	Ⅲ	17836 (4096)	14.44 (5.23)	4.77 (1.70)	2.50 (0.24)
		Ⅵ	22577 (3024)	17.67 (5.45)	5.73 (1.44)	3.07 (0.19)
		Ⅸ	21691 (787)	18.06 (5.63)	5.63 (1.69)	3.23 (0.07)
		平均 average	20701	16.72	5.38	2.93
	总平均 seaeral average		21318	17.19	5.88	2.88
雄株 Male	叶尖区域 apical zones	Ⅰ	19084 (1703)	11.78 (0.12)	3.84 (0.28)	3.09 (0.20)
		Ⅳ	21068 (1057)	11.67 (0.23)	3.53 (0.05)	3.33 (0.01)
		Ⅶ	22196 (1292)	11.77 (0.20)	3.62 (0.06)	3.26 (0.01)
		平均 average	20783	11.74	3.66	3.23
	叶中区域 middle zones	Ⅱ	22196 (235)	11.45 (0.33)	3.72 (0.15)	3.12 (0.22)
		Ⅴ	22078 (3171)	11.34 (0.43)	3.41 (0.21)	3.38 (0.32)
		Ⅷ	22665 (2466)	11.39 (0.11)	3.52 (0.09)	3.29 (0.08)
		平均 average	22313	11.39	3.55	3.26
	叶基区域 basal zones	Ⅲ	20904 (1409)	11.49 (0.50)	3.45 (0.31)	3.39 (0.46)
		Ⅵ	18408 (3435)	9.79 (1.39)	3.00 (0.47)	2.87 (0.37)
		Ⅸ	19847 (822)	11.18 (0.43)	3.62 (0.21)	3.14 (0.07)
		平均 average	19720	10.82	3.36	3.13
	总平均 seaeral average		20938 (599)	11.32 (0.19)	3.52 (0.08)	3.21 (0.07)
	$P > F_S$		0.681ns	0.000***	0.000***	0.002**

备注：测定值以平均值（标准误）表示，**，$P < 0.01$；***，$P < 0.001$；ns，无显著差异

Note: Each value is the mean with standard error in brackets. **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$; ns, not significant.

从图 2 看出，雌雄叶片的净光合速率在叶面的分布方面均具有异质性，在不同的区域其净光合速率完全不同。与雌株相比，雄株叶片的整体净光合速率明显较高，反映出青杨雌雄植株在净光合速率方面可能存在性别差异，即雄株高于雌株。

此外，从分布区域来看，雌株的光合作用在叶基部最弱，大部分介于 2.00～3.00 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ 间，在叶尖最强，介于 8.00～9.00 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ 间。与之相比，雄株光合作用在叶基左侧和叶尖右侧边缘最小（介于 7.00～8.00 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ 之间），而在叶脉中部最大（主要介于 10.00～12.00 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$）。由此说明，雌株的净光合速率具有沿叶基到叶尖逐渐增大的趋势，规律明显；而雄株的净光合速率在叶中区域和叶基区域中部较高，叶面边缘较低，总体规律不明显。

2.3　气体交换参数的差异

对雌雄叶片气孔导度（Gs）、蒸腾速率（Tr）、胞间 CO_2 浓度（Ci）以及气孔限制值（Ls）按网格进行测定后，根据叶面 9 个区域分区作图的结果见图 3。

从图 3 可以看出，除 Ci 表现出雌株高于雄株外，Tr、Gs、Ls 均是雄株高于雌株（与 Pn 一致），而且各指标在叶面不同区域间具有明显的变化。由此说明雌雄叶片在气体交换上存在差异，二者的气体交换在叶面上具有异质性。具体差异如下：

蒸腾速率（Tr）　雌株叶片的 Tr 在叶面各区域的变化不大，除叶尖区域略低外，叶中和叶基部基本相似。而雄株叶片的 Tr 在第Ⅲ区最弱，第Ⅳ区最强，各区域内的 Tr 明显具有差异，总体反映出叶尖和叶中区域高于叶基区域的趋势。

气孔导度（Gs）　雌株叶片的 Gs 在叶面上的升降变化与 Tr 相似，无明显差异。而雄株叶片在第Ⅲ区的 Gs 最弱，有最小值（0.33 $mol\ m^{-2}\ s^{-1}$），第Ⅳ区的 Gs 最强，有最大值（0.68 $mol\ m^{-2}\ s^{-1}$），变化规律与 Tr 的基本一致，总体上也反映出叶尖和叶中部高于叶基部的趋势。

胞间 CO_2 浓度（Ci）　雌株叶片的 Ci 在第Ⅰ区最低，第Ⅸ最高，呈现出从叶基到叶尖逐渐递减的趋势。而雄株叶片的 Ci 在各区域变化幅

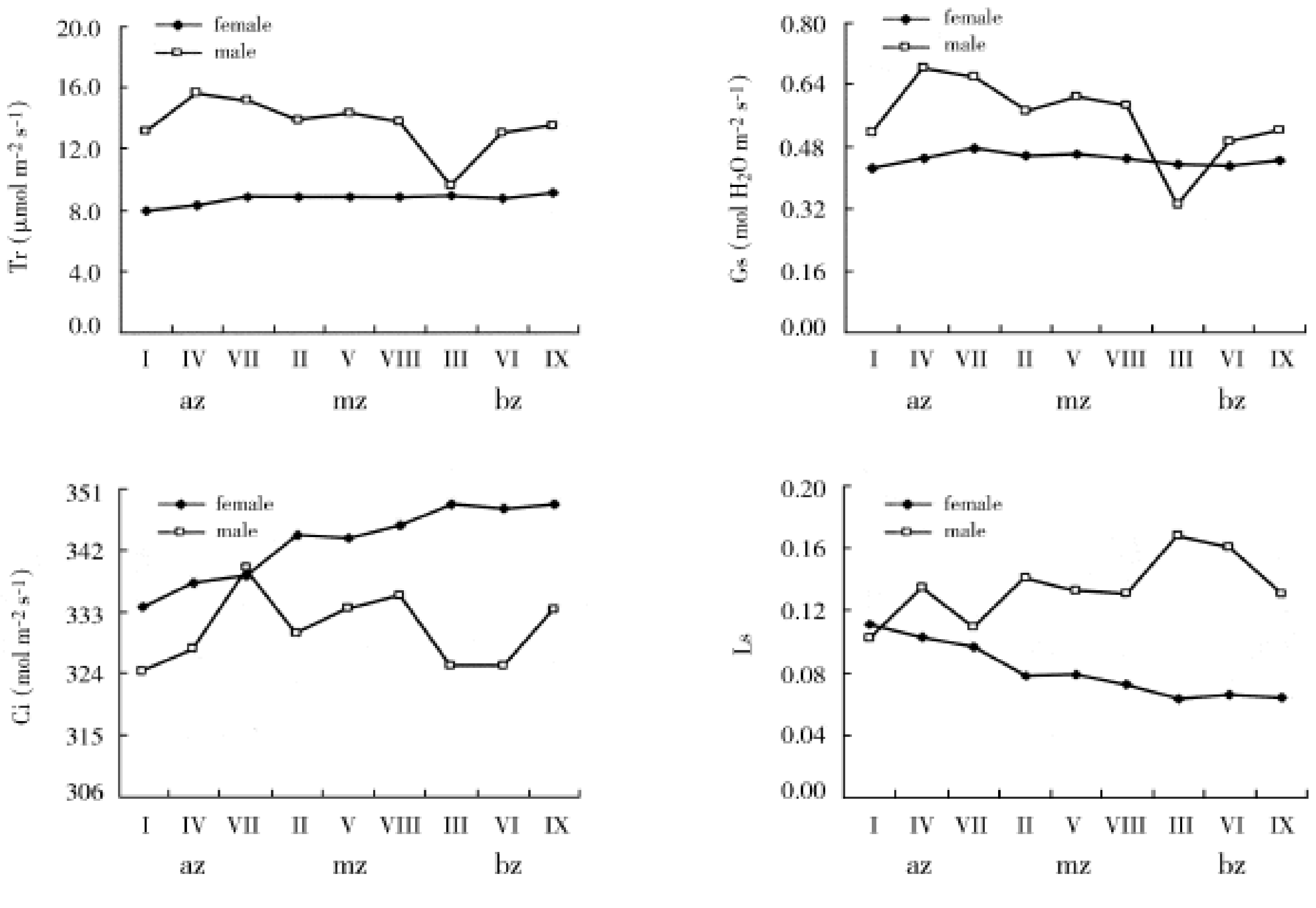

图 3　青杨雌雄叶片气体交换的区域变化图　　az：叶尖区域；mz：叶中区域；bz：叶基区域

Fig. 3　Regional variation in gas-exchange on male and female *Populus cathayana* leaf

az: apical zones; mz: middle zones; bz: basal zones

度较大，在叶面第Ⅶ区达到最大值（339.45 μmol mol^{-1}），在第Ⅰ区达到最小值（324.25 μmol mol^{-1}），叶面左侧区域（Ⅰ区、Ⅱ区、Ⅲ区）的 Ci 值普遍低于右侧区域（Ⅶ区、Ⅷ区和Ⅸ区）。

气孔限制值（Ls） 雌株叶片的 Ls 在第Ⅰ区有最大值，第Ⅸ有最小值，呈现沿叶尖至叶基方向逐步降低的趋势。相反，雄株叶片的 Ls 在第Ⅰ区最低，在第Ⅲ区最高。尽管雄株叶片在各区域内的 Ls 值变化较大，叶面左右两侧区域也具有差异，但总体却呈现沿叶尖至叶基方向逐步上升的趋势。

3 讨论

3.1 气孔分布及气体交换的叶面异质性

尽管对气孔及其特性的叶面异质性研究开展甚少，但部分文献已充分证实该种现象的存在。Smith 等（1989）首次采用计算机插值的方法对 *Commelina communis* 叶片下表面的气孔密度及其特征进行了二维作图，提出了气孔特征的叶面异质性。随后，Poole（1996）和 Weyers 等（1997）先后采用二维作图法分别揭示了 *C. communis* 叶片的气孔密度在干旱胁迫前后的分布差异，以及 *Alnus glutinosa* 叶片在不同光照下的气孔密度和气孔指数的异质性差异。本研究结果也发现青杨雌雄叶片的气孔特征及其气体交换参数均具有叶面异质性现象。在叶面 9 个区域间，气孔长度、宽度、比值、限制值、气孔导度、胞间 CO_2 浓度、蒸腾速率以及净光合速率等均有明显差异。

对此种现象，有人认为是不同光照强度引起气孔在发育过程中的敏感程度发生改变，最终导致气孔密度和气孔大小在叶面上具有不同变化（Zhang 等，2002）。还有人认为，异质性现象是由于叶表面不同网脉区域的结构差异以及各气孔的差异汇聚而成（Smith 等，1989）。在该实验过程中我们另外还发现叶片所处的位置、叶片年龄以及测量时外界环境条件对测量结果具有影响。故我们推测植物叶片气孔及其气孔交换的异质性可能还取决于在其发育过程中所处叶片的水分状况、光照、营养条件和内在激素水平等因素。

3.2 雌雄叶片气体交换的性别差异及叶面异质性

有关雌雄异株植物气体交换的性别差异的文献已有较多报道。如 Marshall（1993）、Gehring（1994）以及 Wang and Curtis（2001）分别对 *Phoradendron juniperimum*（一种穗花桑寄生属植物）、白麦瓶草（*Silene latifolia*）和颤杨（*Populus tremuloides*）的研究均发现正常生境中雄株叶片的净光合速率比雌株更强。而 Dawson and Ehleringer（1993）、何维明和张新时（2004）、Jin 等（2008）则分别揭示出 叶槭（*Acer negundo*）、沙地柏（*Sabina vulgaris*）、银杏（*Ginkgo biloba*）的雌株具有比雄株更高的净光合速率。此外，Correia 等（2000）和 Li 等（2004）的研究却表明粘胶乳香树（*Pistacia lentiscus*）和沙棘（*Hippophae rhamnoides*）的雌雄株在净光合速率方面无显著差异。上述文献反映出雌雄异株植物在气体交换差异方面的研究结果并不一致，Jones 等（1999）和 Jin 等（2008）认为这种不一致主要归结为物种差异以及测定时具体的生长环境。

然而从测量方法来看，我们对相关文献的查阅结果都反映有关雌雄株气体交换的测定均是在单张叶片某区域上完成的，而很少考虑到叶片表面自身的异质性问题。仅有极少数文献涉及到了雌雄株叶片上气孔密度的差异，如 Guangxiu 等（2009）发现中国沙棘（*H. rhamnoides* subsp. *sinensis*）雄株叶片上的气孔密度略高于雌株；Dawson and Ehleringer（1993）则发现 叶槭（*A. negundo*）雄株叶片的气孔密度低于雌株。基于前人在该方面的研究空白，我们对青杨雌雄株叶片的异质性差异进行了调查。结果表明，青杨雌雄叶片的气孔特征及其气体交换参数均具有叶面异质性现象。若该现象能在其它雌雄异株植物中得到证实，那么我们认为前人在雌雄异株植物气体交换差异研究结果方面的不一致问题很可能与叶面异质性有关。然而，检索的结果表明国内外目前尚未开展类似研究。

3.3 雌雄叶片气孔及气体交换叶面异质性差异形成的原因

叶片的气体交换完全是通过气孔来完成的，气孔的开张运动直接影响气体交换过程。因此，雌雄叶片的气体交换差异不仅取决于雌雄间气孔本身差异，而且还与气孔的运动差异有关。由于叶片异质性现象是因叶表面不同网脉区域的结构差异以及各气孔的差异汇聚而成（Smith 等，1989），故我们认为雌雄叶片气孔及气体交换叶

面异质性差异形成原因可能在于以下两个方面：

1）雌雄叶片表面网脉差异。从图 1 中可以看出，青杨雌雄叶片除了外形不同（雌株为卵圆形，叶尖端渐尖；雄株为长椭圆形，叶尖端渐尖）外，而且在叶脉的分布方面也有差异。雌株的叶脉分支较多，网脉发达；雄株叶脉分支较少，网脉简单。由于雌雄株在叶脉上的这种差异，导致叶表皮细胞及气孔被叶脉分隔后而形成的分布格局不同，最终形成了性别间异质性差异。至于雌雄株之间在叶形态和结构上差异形成的最终原因，最早由达尔文将其解释为雌雄植株由于生殖投入差异（通常雌株生殖投入大于雄株）而导致对环境资源的需求不同，进而在长期进化中最终形成了性别特化现象（Darwin，1877）。该解释一直得到人们的普遍认可（Dawson，1993；Gehring，1994）。因此，我们认为雌雄株性别特化现象引起叶片表面网脉结构及分布出现差异，最终导致雌雄叶片气孔及气体交换叶面异质性差异的形成。

2）雌雄叶片气孔的差异。由于气孔是植物与外界进行气体和水分交换的重要通道，其孔径大小直接决定着植物的蒸腾及光合（Wu 等，1985；Hetherington and Woodward，2003）。因此，如果雌雄株叶片表面不同区域的气孔形状以及气孔运动存在差异，则整张叶片的气体交换势必将出现异质性现象。在本实验中，我们发现青杨雌雄叶片在各自叶面不同区域的气孔长度、气孔宽度以及气孔比值均具有差异（表 1），故其雌雄叶片气体交换的叶面异质性差异极可能与这种气孔本身的差异有关系。前人的研究表明，雌雄异株植物中雌株和雄株在各种器官和结构上的分化很可能是多种基因表达调控途径共同作用的结果，尤其是转录活性的调控（Matsunaga 等，2004）。作为植物表皮的一种特殊结构，气孔的发生也是由基因控制的，如 SDDI（stomatal density and distribution I）、TMM（too many mouths）及 YDA（yoda）等（Nadeau and Sack，2002；Serna，2004）。因此，雌雄株在基因表达调控途径上的差异直接导致了雌雄叶片气孔形状的差异。此外，气孔运动也是一个相当复杂的生理过程，要受多种内外因子的影响（Zeiger，1983；Strain 等，2006；邓培雁等，2007）。而且一些因素（如水分、大气湿度、强光、疾病等）的综合作用还会导致植物的气孔出现非均匀性关闭现象（许大全，1995）。这种由于气孔运动而引起的气孔非均匀性关闭现象也可能是导致叶片气体交换异质性的原因之一。

最后需要指出的是，本研究虽已初步证实叶面上存在异质性现象，且揭示出青杨雌雄叶片在气孔及气体交换方面具有明显的性别差异，但由于测量过程中对多种因素（光照、温度、水分、CO_2 浓度）同时进行精确控制确实具有较高难度，结果的精确性还有待于进一步提高。因此，对该方面的研究还需要得到加强和验证。

〔参　考　文　献〕

Berry JA，Downton WJS，1982．Environmental regulation of photosynthesis［A］．In：Govindjee ed．Development，Carbon Metabolism and Plant Productivity［M］．New York：Academic Press，263—343

Brownlee C，2001．The long and the short of stomatal density signals［J］．*Plant Science*，6（10）：441—442

Correia O，Barradas MCD，2000．Ecophysiological differences between male and female plants of *Pistacia lentiscus* L．［J］．*Plant Ecology*，149：131—142

Darwin C，1877．The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species［M］．London：John Murray

Dawson TE，Ehleringer JR，1993．Gender-specific physiology，carbon isotope discrimination and habitat distribution in Boxelder，Acer Negundo［J］．*Ecology*，74（3）：798—815

Deng PY（邓培雁），Liu W（刘威），Han BP（韩博平）*et al.*，2007．A comparative study in photosynthesis heterogeneity of *Viola baoshanensis* and *V. yedoensis*［J］．*Acta Ecologica Sinica*（生态学报），27（7）：2983—2989

Feng T（封涛），Hu D（胡东），2008．An improving method for observation of the stomata on monocotyledon［J］．*Bulletin of Botanical Research*（植物研究），28（1）：82—84

Gehring JL，Monson RK，1994．Sexual differences in gas exchange and response to environmental stress in dioecious *Silene latifolia*（Caryophyllaceae）［J］．*American Journal of Botany*，81（2）：166—174

Guangxiu L，Wei Z，Tuo C *et al.*，2009．Gender-specific carbon discrimination and stomatal density in the dioecious tree of *Hippophate rhamnoides*［J］．*South African Journal of Botany*，75：268—275

Hetherington AM，Woodward FI，2003．The role of stomata in sensing and driving environmental change［J］．*Nature*，424：901—908

He WM（何维明），Zhang XS（张新时），2002．Comparison of leaf structure and function between female and male plants in *Sabina vulgaris*［J］．*Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），24（1）：64—67

Jin J, Jiang H, Yu SQ *et al.*, 2008. Sex-linked photosynthetic physiologic research and the evolutionary ecological analysis in living fossil plant, *Ginkgo biloba* L [J]. *Acta Ecologica Sinica* (**生态学报**), 28 (3): 1128—1136

Jones MH, Macdonalk SE, Henry GHR, 1999. Sex- and habitat-specific responses of a high arctic willow, *Salix arctica*, to experimental climate change [J]. *Oikos*, 87: 129—138

Lawson T, Weyers J, 1999. Spatial and temporal variation in gas exchange over the lower surface of *Phaseolus vulgaris* L. primary leaves [J]. *Journal of Experimental Botany*, 50: 1381—1391

Li C, Ren J, Luo J *et al.*, 2004. Sex-specific physiological and growth responses to water stress in *Hippophae rhamnoides* L. populations [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 26: 123—129

Marshall JD, Dawson TE, Ehleringer JR, 1993. Gender-related differences in gas exchange are not related to host quality in the xylem-tapping mistletoe, *Phoradendron juniperinum* (Viscaeae) [J]. *American Journal of Botany*, 80 (6): 641—645

Matsunaga S, Uchida W, Kejnovsky E *et al.*, 2004. Characterization of two SEPALLATA MADS-box genes from the dioecious plant *Silene latifolia* [J]. *Sexual Plant Reproduction*, 17: 189—193

Nadeau JA, Sack FD, 2002. Control of stomatal distribution on the *Arabidopsis* leaf surface [J]. *Science*, 296: 1697—1700

Poole I, Weyers JDB, Lawson T *et al.*, 1996. Variations in stomatal density and index: implications for Palaeo climatic reconstructions [J]. *Plant, Cell and Environment*, 19: 705—712

Qiang WY, Wang XL, Chen T, 2003. Variations of stomatal density and carbon isotope values of *Picea crassifolia* at different altitudes in the Qilian Mountains [J]. *Trees*, 17: 258—262

Qi LW (**齐力旺**), Zhang SG (**张守攻**), Han SY (**韩素英**) *et al.*, 2004. Karyotype comparison of populus sect Tacamahaca [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (**云南植物研究**), 26 (5): 537—542

Serna L, 2004. Good neighbours [J]. *Nature*, 430 (15): 302—304

Smith S, Weyers JDB, Berry WG, 1989. Variation in stomatal characteristics over the lower surface of *Commelina communis* leaves [J]. *Plant, Cell and Environment*, 12: 653—659

Strain E, Beardall J, Thomson R *et al.*, 2006. Spatio-temporal variability in the photosynthetic characteristics of *Zostera tasmanica* measured by PAM [J]. *Aquatic Botany*, 85: 21—28

Tichá I, 1982. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves. 7. Stomata density and sizes [J]. *Photosynthetica*, 16: 375—471

Wang XH, Curtis PS, 2001. Gender-specific responses of *Populus tremuloides* to atmospheric CO_2 enrichment [J]. *New Phytologist*, 150 (3): 675—684

Weyers JDB, Lawson T, 1997. Heterogeneity in stomatal characteristics [J]. *Advances in Botanical Research*, 26: 317—352

Wu H, Sharpe PJH, Spence RD, 1985. Stomatal mechanics. III. Geometric interpretation of the mechanical advantage [J]. *Plant, Cell and Environment*, 8: 269—274

Xu DQ (**许大全**), 1995. Non-uniform stomatal closure and non-stomatal limitation of photosynthesis [J]. *Plant Physiology Communications*, 31 (4): 246—252

Xu X, Peng G, Wu C *et al.*, 2008a. Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of *Populus cathayana* [J]. *Tree Physiology*, 28: 1751—1759

Xu X, Yang F, Xiao XW *et al.*, 2008b. Sex-specific responses of *Populus cathayana* to drought and elevated temperatures [J]. *Plant, Cell & Environment*, 31 (6): 850—860

Xu X (**胥晓**), Yang F (**杨帆**), Yin CY (**尹春英**) *et al.*, 2007. Research advances in sex-specific responses of dioecious plants to environmental stresses [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (**应用生态学报**), 18 (11): 2626—2631

Zeiger E, 1983. The biology of stomatal guard cells [J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 34: 441—475

Zhang SR, Ma KP, Chen LZ, 2002. Tempo-spatial variations in stomatal conductance, aperture and density of *Ligustrum sinense* acclimated to different light environments [J]. *Acta Botanica Sinica*, 44 (10): 1225—1232